

- VOGEL, P.; BURGNER, M.; LARDET, J.-P.; GENOUD, M.; FREY, H. (1979): Influence de la température et de la nourriture disponible sur la torpeur chez la musaraigne musette (*Crocidura russula*) en captivité. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 74, 325–332.
- VOGEL, P.; GENOUD, M.; FREY, H. (1981): Rythme journalier de l'activité chez quelques Crocidurinae africains et européens (Soricidae, Insectivora). Terre Vie, Rev. Ecol. 35, 97–108.

Authors' address: M. GENOUD, Prof. Dr. P. VOGEL, Institut de Zoologie et d'Ecologie animale, Université de Lausanne, 19 Place du Tunnel, CH-1005 Lausanne

Bemerkungen zur taxonomischen und stammesgeschichtlichen Position der Gibbons (Hylobatidae, Primates)

Von E. THENIUS

Institut für Paläontologie der Universität Wien

Eingang des Ms. 26. 1. 1981

Abstract

Remarks upon the taxonomic and phylogenetic position of gibbon and siamang (Hylobatidae, Primates)

Discussed is the taxonomic and phylogenetic position of the gibbon and siamang (Hylobatidae). A brief historical survey demonstrates the different viewpoints on the systematic position (Hylobatidae or Pongidae [Hylobatinae] or Hominidae [Hyloblatinae]) among the Hominoidea or Hyloblatidae within the Cercopithecoidea. Morphological, anatomical, karyological and biochemical facts demonstrate that gibbon and siamang are neither members of the Hominoidea nor Cercopithecoidea. The hylobatids are members of an own category (superfamily Hylobatoidea [THENIUS 1969]). The taxonomical position of the Hylobatoidea is between the Cercopithecoidea and Hominoidea, but they are neither intermediate nor phyletic transitional forms, as suggested by KOHLBRUEGGE (1890/92). Hylobatids have separated early from the other catarrhines. The ancestors are pliopithecids (*Propliothecus*) of the Oligocene in Africa. *Dendropithecus* (Miocene, East Africa) is a primitive member of the hylobatids. The resemblances with pongids are the result of either a parallel evolution or of plesiomorphic features.

Einleitung und Problemstellung

Anlaß zu den folgenden Zeilen war das umfassende Werk von SZALAY und DELSON "Evolutionary history of the primates" (1979). SZALAY und DELSON, die sich seit Jahren mit fossilen Primaten befassen, klassifizieren die Gibbons als Unterfamilie (Hylobatinae) der Hominidae, wie es DELSON bereits früher (in LUCKETT und SZALAY 1975) zum Ausdruck gebracht hat. Diese Zuordnung basiert auf der Annahme, daß die im Zusammenhang mit der Fortbewegung erworbenen Merkmale im Handgelenk bei den Hominoidea (im Sinne von SIMPSON 1945) synapomorphe Merkmale sind (vgl. LEWIS 1965; ANDREWS und GROVES 1976).

Die taxonomische Zuordnung bzw. Bewertung der Gibbons erfolgt keineswegs einheitlich, wie eine Durchsicht der Literatur erkennen läßt.

Im folgenden wird der Versuch gemacht, die systematische und phylogenetische Position der Gibbons nicht nur auf Grund morphologisch-anatomischer Merkmale zu beurteilen, sondern auch nach karyologischen (cytogenetischen) und biochemischen (immunologischen) Befunden.

Das Problem lautet: Sind die Gibbons überhaupt als Menschenaffen (Pongidae bzw. Hominoidea) zu klassifizieren oder nicht? Mit anderen Worten, sind die Gemeinsamkeiten, die vor allem im Habitus zu beobachten sind (z. B. Armverlängerung, Schwanzreduktion), synapomorphe Merkmale mit den eigentlichen Menschenaffen (Pongidae) oder wurden diese unabhängig voneinander erworben? Eine Analyse der vorliegenden Befunde soll diese Frage und damit zugleich die systematische Stellung klären.

Historische Übersicht

Die hier gegebene Übersicht erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Sie versucht lediglich aufzuzeigen, welche unterschiedliche Bewertung der Gibbons in taxonomischer Hinsicht bisher erfahren haben. Die Gattung *Hylobates* wurde 1811 von ILLIGER für *Homo lar* Linné begründet, der Siamang („*Pithecus*“ *syndactylus* Desm.) wurde von GLOGER (1841) als eigene Gattung (*Symphalangus*) abgetrennt. Erst 1872 errichtete GILL die Unterfamilie Hylobatinae (innerhalb der Familie Simiidae [= Pongidae]), nachdem bereits GRAY im Jahr 1870 den Begriff Hylobatina als Tribus innerhalb der Familie Simiidae (= Pongidae) verwendet hatte. 1875 erfolgte durch BLYTH die Abtrennung als eigene Familie (Hylobatidae), die seither auch von vielen Autoren anerkannt wurde (z. B. WEBER 1904, 1928; GREGORY 1910; ELLIOT 1913; HEBERER 1952; GRASSÉ 1955; KÄLIN 1955; FIEDLER 1956; ZAPFE 1961, 1969; REMANE 1965; SCHULTZ 1965, 1966; NAPIER und NAPIER 1967; THENIUS 1969, 1972, 1979; CHIARELLI 1972; SIMONS 1972; BEAUMONT 1973). SIMPSON (1931, 1945, 1963) und zahlreiche andere Autoren, wie etwa ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951), PIVETEAU (1957), BURTON (1962), MORRIS (1965), ROMER (1966) und ANDERSON und JONES (1967) klassifizieren die Hylobatiden jedoch als Unterfamilie (Hylobatinae) der Pongidae.

Auch die generische Abtrennung von *Symphalangus* wird nicht von allen Autoren anerkannt, wie dies auch für Gorilla als Gattung gilt (vgl. SIMPSON in WASHBURN 1963). *Symphalangus* wird neuerdings nur als Untergattung – neben *Hylobates* und *Nomascus* – klassifiziert (s. GROVES 1972).

Die unterschiedliche Klassifikation widerspiegelt die verschiedenen Auffassungen in der Merkmalsbewertung und der Abgrenzung der einzelnen Taxa. Sie ist vielfach bedingt durch den untersuchten Merkmalskomplex (z. B. Anatomie, Morphologie, Karyologie, Serologie). Die hier vertretene Gliederung beruht auf einer eingehenden Analyse der verschiedenen Befunde, die von der Paläontologie bis zur Biochemie reichen, und versucht ihrer stammesgeschichtlichen Wertigkeit Rechnung zu tragen.

Was die Zuordnung der Hylobatiden innerhalb der Primaten betrifft, so werden sie – sofern eine Überfamilie ausgeschlossen wird – allgemein den Hominoidea (SIMPSON 1931) zugeordnet oder – in der englischen Literatur – als „lesser apes“ bezeichnet. Lediglich KOHLBRÜGGE (1890/92) weist auf Grund anatomischer Merkmale darauf hin, daß *Hylobates* weder ein Angehöriger der Cynomorphen noch der Anthropomorphen sei, sondern zwischen diesen stehe, ohne jedoch ein stammesgeschichtliches Zwischenglied oder eine Übergangsform zu sein. CHIARELLI (1968) wiederum stellt *Hylobates* und *Symphalangus* nach karyologischen Daten zu den Cercopithecoidea. Entsprechend dieser Befunde wurde von THENIUS (1969: 628) eine eigene Überfamilie Hylobatoidea errichtet, was jedoch bisher in der Fachliteratur keinen Widerhall fand (vgl. GROVES 1973; SZALAY und DELSON 1979). Da in diesem, im Rahmen des Handbuchs der Zoologie veröffentlichten Beitrag eine eingehende Begründung dieser Auffassung nicht gegeben werden konnte, soll dies hier erfolgen.

Befunde und ihre Interpretation

Es sind hier primär die Befunde an den rezenten Formen berücksichtigt. Die Fossildokumentation ist – soweit erforderlich – ergänzend und vor allem für die Beurteilung der phylogenetischen Position herangezogen worden. Bevor auf die Befunde im einzelnen eingegangen sei, noch einige Hinweise auf die Definition (Hylobatidae bzw. Hylobatinae) im Sinne einer Differentialdiagnose.

WEBER (1928: 810) definiert die Hylobatiden, die er übrigens nicht zu den Anthropomorphen zählt, als ausschließlich arboricole Catarrhinen mit kleinen Gesäßschwieneln, ohne sichtbaren Schwanz und langen Vorderextremitäten; am Boden bewegen sie sich aufgerichtet und mit voller Fußsohle abstützend fort. Thorax und Sternum hominoid, 18 Thoracolumbalwirbel, 13 Rippen, Carpus mit Centrale, langer Daumen, Becken teilweise cercopithecoid; M ohne Runzeln, quadri- (M sup.) bzw. quinquetubercular (M inf.).

VALLOIS (in GRASSÉ 1955: 2039) charakterisiert die Hylobatiden, die er als Anthropomorphen klassifiziert, als sehr spezialisierte, arboricole Primaten mit außerordentlich stark verlängerten Vordergliedmaßen mit gut entwickeltem Pollex, kleinen Gesäßschwieneln und ohne sexuellen Dimorphismus. 18 (gelegentlich 17) Thoracolumbalwirbel, Os centrale im Carpus. Parapeniales Scrotum oft sehr reduziert, Clitoris lang und hängend.

FIEDLER (1956: 212), der die Hylobatiden als Hominoidea einstuft, zitiert die Definition von WEBER (1928) und ergänzt sie durch ПОЦОК (1925), der auf die lange, pendelnde Clitoris, das Fehlen eines richtigen Scrotums sowie den langen Pollex und Hallux hinweist.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die in der Differentialdiagnose aufgezählten Merkmale kaum geeignet erscheinen, um eine Zuordnung zu den Pongiden zu rechtfertigen. Die mit den Pongiden gemeinsamen Merkmale stehen entweder mit der ähnlichen Lebensweise (echte Brachiatorie nur bei den Hylobatiden) in Zusammenhang oder sind als symplesiomorphe Eigenschaften (z. B. Bau der Molaren) zu bewerten. Auch ANDREWS und GROVES (1976: 213), die sich eingehend mit der Schultermuskulatur der Gibbons befaßt haben, betonen, daß "the specifically propulsive elements of gibbon anatomy are quite absent in the Great Apes (Pongidae), even in the orang-utan".

SCHULTZ (1933, 1944), der sich besonders eingehend mit rezenten Hylobatiden befaßt hat, weist auf die Beziehungen zu Cercopitheciden einerseits und zu den Pongiden andererseits hin und damit auf die intermediäre Stellung dieser Primaten zwischen den cynomorphen und den eigentlichen anthropomorphen Affen. Diese Zwischenstellung wird nicht nur durch weitere morphologische Befunde (z. B. Ohrknöchelchen, Dermatoglyphen; MASALI 1968; BIEGERT 1963) bestätigt, sondern auch von der Cytologie (Karyologie) und der Biochemie (Serologie, Aminosäuresequenzen).

So weicht der Karyotyp nach CHIARELLI (1968, 1972a) und EGOZCUE in BENIRSCHKE (1969) bereits durch die Zahl der Chromosomen ($2n = 44, 50$ bzw. 52) von jener der Pongiden ($2n = 48$) ab. Dazu kommen morphologische Unterschiede gegenüber den Menschenaffen sowie Übereinstimmungen mit Cercopithecoiden, die – wie bereits erwähnt – CHIARELLI zur Zuordnung der Hylobatiden zu den Cercopithecoida geführt haben. CHIARELLI (1972a) sieht in den Colobinae die nächsten Verwandten der Hylobatiden. Auch KLINGER et al. (1963) weisen auf den von Pongiden völlig verschiedenen Karyotyp und die Ähnlichkeit mit spezialisierten Cercopithecoida (*Macaca*, *Papio*, *Cercocebus*) hin. Sie halten deshalb eine Revision der taxonomischen Stellung der Gibbons für notwendig.

Aminosäure-Sequenzen (bei Fibrinopeptiden) und immunologische Befunde (β -Ketten des Hämoglobins) sprechen zwar für eine gewisse Mittelstellung der Hylobatiden zwischen Cercopithecoida und Hominoidea, "nevertheless, the bulk of the protein and DNA evidence still place the Hylobatidae within the Hominoidea" (DARGA et al. 1973: 159; vgl. auch GOODMAN 1963). DARGA et al. weisen darauf hin, daß sich die Proteinketten der

Hylobatiden weniger stark vom ursprünglichen Catarrhinentyp entfernt haben als jene der übrigen rezenten Altweltaffen, eine für die systematische und phylogenetische Position der Gibbons wichtige Erkenntnis (vgl. auch GOODMAN und TASHIAN 1976).

Wie sind nun diese unterschiedlichen Befunde und ihre Interpretation in taxonomischer Hinsicht zu bewerten? Bevor eine Antwort auf diese Frage versucht sei, seien noch einige morphologische Ergebnisse erwähnt, die für die taxonomische Position der Hylobatidae u. zw. im Sinne der HENNIG'schen kladistischen Methode als besonders wichtig erachtet wurden sowie eine tabellarische Übersicht über die verschiedenen untersuchten Merkmalskomplexe und ihre morphologische Bewertung gegeben. So betont LEWIS (1965) die grundsätzliche Übereinstimmung des Baues des Handgelenkes bei allen Hominoidea und das Auftreten eines Knochens im Meniskus (Lunula oder os daubentonii) bei *Hylobates*, der beim menschlichen Fetus als „transient cartilaginous nodule“ ausgebildet ist und vom Verf. als Rekapitulation in der Entwicklung gedeutet wird, wobei der Schimpanse (*Pan*) ein morphologisches Übergangsstadium zwischen *Hylobates* und *Homo* bilden soll. Derartige Lunulae im intraartikulären Meniskus sind von verschiedenen Säugetieren bekannt und sind funktionell bedingt. Im Jahr 1971 modifiziert LEWIS seine Auffassung jedoch und nimmt unter Hinweis auf die mehr an Cercopitheciden erinnernden Handwurzelknochen der Hylobatiden eine sehr frühe Trennung der Gibbons von den Pongiden an. Zugleich verweist LEWIS unter Berücksichtigung der Untersuchungen von NAPIER und DAVIS (1959) über die Vorderextremität von *Proconsul africanus* aus dem Alt-Miozän Afrikas auf die Affinitäten dieser Art zu den (moderneren afrikanischen) Pongiden.

BIEGERT (1963, 1973) weist darauf hin, daß zwar die strukturelle Spezialisierung der Chiridia aller Hominoidea deutlich von jener der Cercopithecoidea verschieden ist, jedoch "the three families of Hominoidea are clearly differentiated in their chiridial structure. Therefore, the structural conditions found in the Hylobatidae, the Pongidae and the Hominidae are not directly related to each other, but are traceable to the generalized catarrhine model, the pattern of which is still largely retained by members of the cercopithecinae" (BIEGERT 1963: 139).

Die in der Tabelle aufgezählten Merkmale zeigen neben sog. pongiden (z. B. Armverlängerung, Handgelenk, Schwanzreduktion, Zahl der Thoracolumbalwirbel, Sternum, Thoraxform, Bau der Molaren, keine Backentaschen, Serologie) und eher cercopithecoiden Kennzeichen (z. B. Bau des Beckens, Sitzbeinknorren und Gesäßschwienel, Ohrknöchelchen, Karyotyp) eine Reihe von Eigenheiten (z. B. Hand- und Fußbau einschl. Dermatoglyphen, äußere Geschlechtsorgane, kein Sexualdimorphismus, Verhalten, Gehirn), wie sie in dieser Art und Weise nur von den Hylobatiden bekannt sind. Interessant ist in diesem Zusammenhang – auch wenn der Zahl der jeweils übereinstimmenden Merkmale allein kein besonderes Gewicht in systematisch-phylogenetischer Hinsicht zugemessen werden kann – die Tatsache, daß nach Arthur KEITH der Mensch von 1065 anatomischen Merkmalen mit den Cercopithecoidea 113 und dem Gibbon (*Hylobates*) 117 gemeinsam hat, während es mit dem Orang 354, dem Schimpansen 369 und dem Gorilla 385 sind (s. FRANZEN 1972).

Da hier nicht nur die taxonomische, sondern auch die phylogenetische Stellung der Gibbons diskutiert wird, erscheint auch die Fossildokumentation wichtig. Mit der Stammesgeschichte der Gibbons haben sich in den letzten Jahren vor allem GROVES (1972) und SIMONS und FLEAGLE (1973) befaßt, wobei GROVES von den rezenten, die beiden letztgenannten Autoren von den Fossilformen ausgehen (vgl. auch WALKER in GOODMAN und TASHIAN 1976).

Fossilreste rezenter Hylobatidengenera sind relativ selten. Es sind ausschließlich pleistozäne Reste, welche zwar die einstige Verbreitung in (Süd-)Ostasien dokumentieren, jedoch keine Hinweise auf die phyletische Herkunft der Hylobatiden geben (z. B. *Hylobates* [*Bunopithecus*] *sericus* aus Szetschuan, China; s. COLBERT und HOOIJER 1953; HOOIJER 1960; VON KOENIGSWALD 1967). Aus dem Pliozän sind bisher keine sicher auf

Tabelle

Merkmale der rezenten Hylobatiden und ihre taxonomische Wertung

	cercopithecoïd	hylobatid	pongid
Armverlängerung			(+)
echte Brachiation, Schultermuskulatur		+	
Körpergröße ¹	(+)		
langer Pollex und Hallux		+	
Dermatoglyphen der Chiridia		+	
13 Thoracalwirbel			+
5 Lumbalwirbel	(+)		
Bau des Beckens	(+)		
Sitzbeinknochen	+		
Gesäßschwielen ²	(+)		
Schwanzreduktion			+
Thoraxform			(+)
Sternum			(+)
äußere Geschlechtsmerkmale		+	
Ohrknöchelchen	+		
Bau der Molaren			+
kein Sexualdimorphismus		+	
Gehirn		+	
Karyologie	+		
Serologie			(+)
keine Backentaschen			+

(+) = keine volle Übereinstimmung.
¹ Körpergröße durch brachiatorische Lebensweise begrenzt. - ² Ontogenetisch spät angelegt, fallweise auch bei *Pongo* und *Pan*.

Hylobatiden zu beziehenden Reste bekannt geworden. *Pliopithecus posthumus* SCHLOSSER (1924) beruht auf einem stark abgekauten Molaren aus dem Jung-Miozän von Ertemte, Mongolei, und läßt keine Aussagen in taxonomischer Hinsicht zu.

Aus dem Miozän Europas und Afrikas sind verschiedene Primaten beschrieben worden, die meist als Hylobatiden klassifiziert werden. Die bekanntesten Formen sind *Pliopithecus antiquus* und *P. vindobonensis* aus Europa sowie *Dendropithecus* (= „*Limnopithecus*“) *macinnesi* aus Afrika (vgl. LE GROS CLARK und LEAKEY 1951; HÜRZELER 1954; ANDREWS und SIMONS 1977; ANDREWS und PILBEAM 1978). Von *Pliopithecus vindobonensis* und *Dendropithecus macinnesi* sind auch Reste des postcranialen Skelettes bekannt, die Aussagen über die Ausbildung des Gliedmaßenskelettes zulassen (LE GROS CLARK und THOMAS 1951; ZAPFE 1961). Das Gebiß von *Pliopithecus* ist vollständig überliefert. Zahlreiche morphologische Unterschiede gegenüber den modernen Hylobatiden haben ZAPFE (1961) zur Abtrennung von *Pliopithecus* und der verwandten Gattung „*Limnopithecus*“ (= *Dendropithecus*) sowie von *Propliopithecus* aus dem Oligozän Afrikas als eigene Unterfamilie (Pliopithecinae) innerhalb der von ihm als eigene Familie bewerteten Hylobatiden veranlaßt. REMANE (1965) geht einen Schritt weiter und trennt *Pliopithecus* und mit Vorbehalt auch *Propliopithecus* (einschl. *Moeripithecus*) und „*Limnopithecus*“ als Vertreter einer eigenen Familie (Pliopithecidae)¹ ab, eine Auffassung, der sich u. a. auch GROVES (1972) angeschlossen hat. Diese Pliopithecinen werden von ZAPFE (1961) als Stammgruppe der Hylobatinae angesehen und ihnen eine ähnliche Stellung zugewiesen wie den Dryopithecinae gegenüber den Ponginae. Die Pliopithecinen mit *Propliopithecus* und *Pliopithecus* verhalten sich vor allem im postcranialen Skelett wesentlich primitiver als die rezenten Hylobatiden. Es fehlt ihnen die für diese typische Armverlängerung.

¹ Die Familie Pliopithecidae wurde von REMANE (1965: 275) aufgestellt und nicht von ZAPFE (1961), wie SZALAY und DELSON (1979: 435) irrtümlich annehmen.

Über die Abtrennung der oben genannten Gattungen als Angehörige einer eigenen Familie (Pliopithecidae), wie sie auch SZALAY und DELSON (1979) durchführen, läßt sich diskutieren. Erscheint es für *Propliopithecus* und *Pliopithecus* sinnvoll, so ist die Zuordnung von *Dendropithecus* zu den Pliopitheciden fraglich, da diese Gattung bereits im Gebiß den für *Pliopithecus* typischen „trend“ vermissen läßt und sich eher den Hylobatiden nähert. Da überdies *Dendropithecus* im postcranialen Skelett (schlanke Gliedmaßen erinnern an *Ateles*) deutlich höher und in Richtung *Hylobates* spezialisiert ist, steht *D. macinnesi*, wie auch ANDREWS und SIMONS (1977) betonen, der zu den modernen Hylobatiden führenden Linie unter allen bekannten miozänen Catarrhinen am nächsten. Dies bedeutet zugleich, daß *Dendropithecus* im Gegensatz zu SZALAY und DELSON (1979) nicht als Angehöriger der Pliopitheciden, sondern der Hylobatiden zu klassifizieren ist. Der bei *Dendropithecus* und *Pliopithecus* feststellbare Geschlechtsdimorphismus steht zweifellos mit dem Sozialverhalten in Zusammenhang.

Die systematische Zugehörigkeit von verschiedenen weiteren oligo-miozänen Fossilformen zu den Hylobatiden (s. str.) ist keineswegs gesichert. *Dionysopithecus* aus dem Miozän Chinas dürfte zu *Pliopithecus* zu stellen sein (s. THENIUS 1979). „*Hispanopithecus laietanus*“ (= ? *Pliopithecus brancoi* bei HÜRZELER 1954) aus dem Jung-Miozän Spaniens ist ein kleiner Pongide, der nach SZALAY und DELSON (1979) als *Dryopithecus brancoi* zu bezeichnen ist. Die Stellung eines kleinen anthropomorphen Primaten aus dem Mittel-Miozän von Napak (Uganda), den FLEAGLE (1975) als Gibbon-ähnlich beschrieben hat, erscheint nicht gesichert. ANDREWS (1978) und auch SIMONS et al. (1978) stellen diese Form zu *Limnopithecus* und damit zu den Pongiden, da sie im Gebiß zweifellos von *Dendropithecus* und auch vom *Pliopithecus*-Typ verschieden ist. Die taxonomische Stellung von *Aeolopithecus* (SIMONS 1965) aus dem Oligozän Ägyptens ist gleichfalls umstritten.

Propliopithecus (einschl. „*Aegyptopithecus*“ SIMONS 1965; vgl. dazu SZALAY und DELSON 1979) aus dem Oligozän zeigt im Gebiß den gleichen Grundplan wie *Pliopithecus*, wie bereits SCHLOSSER (1911) feststellt, ist mit den Arten *P. haeckeli* und *P. markgrafi* jedoch bedeutend kleiner als die *Pliopithecus*-Arten. Lediglich *P. zeuxis* aus dem jüngeren Oligozän erreicht ungefähr die Größe von *Hylobates lar* bzw. *H. concolor*. Die Prämolaren inf. sind heteromorph (P_3 einhöckrig, P_4 zweihöckrig), die Molaren inf. fünfhöckrig mit besonders bei *P. (A.) zeuxis* vom M_1 bis M_3 zunehmender Größe. Ein Cingulum ist meist an der Außenseite deutlich entwickelt. Der Unterkiefer von *P. haeckeli* erinnert nach SCHLOSSER (1911) an Cebiden, während der Ramus horizontalis bei *P. (Aegyptopithecus) zeuxis* etwas niedriger ist. Der Schädel ist bisher nur von *P. zeuxis* bekannt, aber noch nicht beschrieben worden. Der Fazialschädel ist relativ lang mit ausgeprägter Prognathie, der Hirnschädel relativ klein, die Orbitae sind nicht ganz nach vorne gerichtet, Überaugenbrauenwülste fehlen. Das Endocranium ist nach RADINSKY (1975) primitiv und erinnert an *Alouatta*, ist jedoch deutlich evoluiertes als jenes der meisten modernen Halbaffen. Die spärlichen, auf *P. (A.) zeuxis* bezogenen Gliedmaßenreste zeigen Ähnlichkeiten mit miozänen Dryopithecinen bzw. mit Platyrrhinen (CONROY 1976). Spärliche Schwanzwirbel sprechen für eine geschwänzte Form. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß auch *Pliopithecus vindobonensis* eine geschwänzte Form war (ANKEL 1965) bzw. im postcranialen Skelett verschiedene platyrrhine Züge vorhanden sind (ZAPPE 1961).

Rechtfertigt somit die Merkmalskombination dieser oligo-miozänen Catarrhinen eine taxonomische Abtrennung als eigene Familie von den Hylobatiden und Pongiden, so ist deren stammesgeschichtliche Herkunft und damit die phyletische Position der Hylobatiden noch zu diskutieren. Es besteht kein Zweifel, daß die Pliopitheciden die Stammgruppe der hylobatiden und der pongiden Primaten bilden. Dies legt auch die schon frühzeitig vorgenommene Ableitung der Hylobatiden (von *Pliopithecus*) und der Pongiden (von „*Aegyptopithecus*“ = *Propliopithecus*) nahe. Allerdings gehen die Auffassungen darüber, entsprechend dem Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung, auseinander. Sind die Ahnenformen der Hylobatiden unter frühen (alt-oligozänen) oder späten (miozä-

nen) Pliopitheciden, wie etwa *Pliopithecus*, zu suchen? Eine Entscheidung dieser Frage hängt nicht zuletzt von der Beurteilung der Gebißevolution ab. Das Molarengebiß von *Pliopithecus* zeigt einen von *Hylobates* stark verschiedenen „trend“, der *Propliopithecus* fehlt. Deshalb kann *Pliopithecus* auch nicht als direkte Ahnenform von *Hylobates* angesehen werden. Demgegenüber läßt *Dendropithecus* auch im Gebiß eine Ableitung der modernen Gibbons zu.

Was die stammesgeschichtliche Herkunft der Cercopitheciden betrifft, so lassen sich derzeit zwar auch keine endgültigen Angaben machen, doch besteht kein Zweifel darüber, daß die Stammformen catarrhine Primaten mit einem hominoiden Gebiß gewesen sein müssen. Die geologisch ältesten Cercopitheciden sind mit *Prohylobates* und *Victoriapithecus* aus dem älteren bzw. mittleren Miozän Afrikas nachgewiesen. Ihre Kenntnis ist noch sehr dürftig (hauptsächlich Zähne), die Molaren sind schwach bilophodont ausgebildet.

Die systematische Stellung von *Oligopithecus* aus dem (?) älteren Oligozän Ägyptens ist wiederholt diskutiert worden. Während SIMONS et al. (1978) diese auf einer Mandibel mit C-M₂ beruhende Art als Dryopithecinen und damit als Pongiden klassifizieren, handelt es sich nach SZALAY und DELSON (1979) um einen Catarrhinen inc. sed. Am M₁ und M₂ ist zwischen Proto- und Metaconid eine Art Joch (Protocristid) ausgebildet und der P₃ weist durch die Verlängerung der Krone einen schneidenden Charakter auf, Merkmale, wie sie in typischer Weise von den Cercopitheciden bekannt sind. Erst vollständigeres Fossilmaterial wird zeigen, ob die Trennung cercopithecoider und nicht-cercopithecoider Primaten bereits im frühen Oligozän vollzogen war.

Innerhalb der rezenten Catarrhinen sind jedenfalls die Hylobatiden – wenn man von den mit der Fortbewegung und dem Sozialverhalten in Zusammenhang stehenden Spezialisierungen (Verlängerung der Vorderextremität; Kehlsack und Syndactylie beim Siamang) absieht – als primitivste Altweltaffen zu bezeichnen. Sie haben sich in mancher Hinsicht am wenigsten von den altertären Stammformen differenziert.

Unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte wird nicht nur die Merkmalskombination bei den rezenten Hylobatiden verständlich, sondern auch ihre taxonomische Bewertung als Vertreter einer eigenen Überfamilie (Hylobatoidea), die taxonomisch eine Mittelstellung zwischen Cercopithecoida und Hominoidea einnehmen. Die Gibbons sind daher auch nicht als Menschenaffen zu bezeichnen, was mit der Zuordnung zu den Pongiden zwangsläufig zum Ausdruck kommt.

Die Hylobatiden haben sich frühzeitig von den Pongiden getrennt und lassen sich auf Angehörige der Pliopitheciden (z. B. *Propliopithecus*), wie sie aus dem Oligozän Afrikas bekannt sind, zurückführen, von denen auch *Dendropithecus macinnesi* aus dem Alt- und Mittel-Miozän Afrikas abgeleitet werden kann. Demnach sind die Vorfahren der Hylobatiden einst in Afrika heimisch gewesen. Leider ist die weitere Fossilgeschichte der Hylobatiden bisher kaum belegt, was bis zu einem gewissen Grad durch ihre ausschließlich arboricole Lebensweise in tropischen Regenwäldern, in denen Saisonen nicht ausgeprägt sind und in denen Früchte und Blätter ganzjährig als Nahrung zur Verfügung stehen, verständlich wird (vgl. CHIVERS 1972).

Die einst auf Grund des unter den nichtthominiden Primaten einzigartigen aufrechten Ganges angenommenen direkten verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Hominiden treffen nicht zu. Auch die einzelnen rezenten Pongiden (z. B. *Pongo*) ähnliche Fortbewegungsweise in den Bäumen ist kein Ausdruck direkter verwandtschaftlicher Affinitäten, sondern eine Parallelentwicklung.

Danksagung

Für die Überlassung von rezentem Vergleichsmaterial bzw. Abgüssen fossiler Primaten bin ich den Herren Dr. P. ANDREWS, British Museum London, Dipl. Ing. Dr. K. BAUER, Naturhistorisches Museum Wien, und Prof. Dr. H. ZAPPE, Universität Wien, zu Dank verpflichtet.

Zusammenfassung

Diskutiert wird die taxonomische und stammesgeschichtliche Position der Gibbons, die in jüngster Zeit wiederholt als Hominidae klassifiziert wurden. Nach einem kurzen historischen Überblick über die verschiedenen Ansichten der systematischen Stellung (Hylobatidae oder Pongidae [Hylobatinae] oder Hominidae [Hylobatinae] innerhalb der Hominoidea oder Hylobatidae innerhalb der Cercopithecoidea) werden morphologisch-anatomische, karyologische und biochemische Befunde ausgewertet. Sie zeigen, daß die Gibbons als Vertreter einer eigenen Familie (Hylobatidae [BLYTH 1875]) weder Angehörige der Hominoidea noch der Cercopithecoidea sind, sondern als eigene Überfamilie (Hylobatoidea THENIUS 1969) klassifiziert werden müssen. Die Hylobatoidea stehen zwar taxonomisch zwischen Cercopithecoidea und Hominoidea, sind jedoch keine Übergangsformen, wie es bereits KOHLBRÜGGE (1890/92) auf Grund anatomischer Untersuchungen sowie auch VON KOENIGSWALD (1968) angenommen haben.

Die Hylobatiden haben sich frühzeitig von den übrigen Catarrhinen getrennt und zählen in mancher Hinsicht zu den primitivsten rezenten Altweltaffen. Die Ähnlichkeiten mit den Pongiden beruhen entweder auf Parallelentwicklung oder auf symplesiomorphen Merkmalen. Die Hylobatiden sind nach der Fossildokumentation auf Pliopitheciden aus dem Oligozän Afrikas zurückzuführen. *Dendropithecus* vermittelt als primitiver Hylobatide morphologisch und zeitlich zwischen Pliopitheciden und den modernen Hylobatiden.

Literatur

- ANDERSON, S.; JONES, J. KNOX (1967): Recent mammals of the World. A synopsis of the families. New York: Ronald Press Comp.
- ANDREWS, P. (1978): A revision of the Miocene Hominoidea of East Africa. Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. (Geol.) 30, 85–224.
- ANDREWS, P.; GROVES, C. (1976): Gibbons and brachiation. In: RUMBAUGH, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang, 4, 167–218. Basel: Karger.
- ANDREWS, P.; SIMONS, E. (1977): A New African Miocene gibbon-like genus, *Dendropithecus* (Hominoidea, Primates) with distinctive postcranial adaptations: its significance to origin of Hylobatidae. Folia Primatol. 28, 161–169.
- ANKEL, F. (1965): Der Canalis sacralis als Indikator für die Länge der Caudalregion der Primaten. Folia Primat. 3, 263–276.
- BEAUMONT, G. DE (1973): Guide des vertébrés fossiles. Les Guides du Naturaliste, 1–479. Neuchâtel: Delachaux et Niestlé.
- BENIRSCHKE, K. (ed.) (1969): Comparative mammalian cytogenetics. New York: Springer.
- BIEGERT, J. (1963): The evaluation of characteristics of the skull, hands, and feet for primate taxonomy. In: WASHBURN, S. L. (ed.): Classification and human evolution. 116–145. Chicago: Aldine Publ. Co.
- (1973): Dermatoglyphics in gibbons and siamangs. In: RUMBAUGH, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang 2, 163–184. Basel: Karger.
- BLYTH, E. (1875): Catalogue of mammals and birds of Burma. J. Asiat. Soc. Bengal 44 (2) XIV + 167.
- BURTON, M. (1962): Systematic dictionary of mammals of the World. 1–307. London: Mus. Press.
- CHIARELLI, A. B. (1972): Taxonomic atlas of living primates. London and New York: Acad. Press.
- CHIARELLI, B. (ed.) (1968): Taxonomy and phylogeny of Old World primates with references to the origin of Man. XI + 323. Torino: Rosenberg and Sellier.
- (1972a): The Karyotypes of Gibbons. In: RUMBAUGH, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang, 1, 90–102. Basel: Karger.
- CHIVERS, D. J. (1972): The siamang and the gibbon in the Malay Peninsula. In: RUMBAUGH, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang, 1, 103–135. Basel: Karger.
- COLBERT, E. H.; HOOIJER, D. A. (1953): Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China. Bull. Amer. Mus. natur. Hist. 102, 1–134.
- CONROY, G. C. (1976): Primate postcranial remains from the Oligocene of Egypt. Contrib. Primat. 8, 1–134.
- DARGA, L. L.; GOODMAN, M.; WEISS, M. L. (1973): Molecular evidence on the cladistic relationships of the Hylobatidae. In: RUMBAUGH, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang, 2, 149–162. Basel: Karger.
- DELSON, E.; ANDREWS, P. (1975): Evolution and interrelationships of the catarrhine primates. In: LUCKETT, W. P.; SZALAY, F. S. (eds): Phylogeny of the Primates. 405–446. New York and London: Plenum Press.
- ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 1–810. London: Brit. Mus. Natur. Hist.
- ELLIOT, D. G. (1913): A review of the Primates III. Anthropoidea. New York: Amer. Mus. Natur. Hist.
- FIEDLER, W. (1956): Übersicht über das System der Primates. Primatologia 1, 1–266.

- FLEAGLE, J. G. (1975): A small gibbon-like hominoid from the Miocene of Uganda. *Folia primatol.* 24 1–15.
- FRANZEN, J. (1972): Wie kam es zum aufrechten Gang des Menschen. *Natur und Museum* 102, 161–172.
- GILL, Th. (1872): Arrangement of the families of mammals. With analytical tables. *Smithson. Miscell. Coll.* 11, 1–98.
- GLOGER, C. W. L. (1841): *Gemeinnütziges Hand- und Hilfsbuch der Naturgeschichte*. Breslau: Schultz.
- GOODMAN, M. (1963): Man's place in the phylogeny of the Primates as reflected in serum proteins. In: WASHBURN, S. L. (ed.): *Classification and human evolution*. 204–234. Chicago: Aldine Publ. Co.
- GOODMAN, M.; TASHIAN, R. E. (1976): *Molecular Anthropology*. New York: Plenum Press.
- GRASSÉ, P.-P. (ed.) (1955): *Traité de Zoologie XVII*. 2. Fasc. 1173–2300. Paris: Masson et Cie.
- GRAY, J. E. (1870): *Catalogue of monkeys, lemurs, and fruit-eating bats in the collection of the British Museum*. London: Brit. Mus. Natur. Hist.
- GREGORY, W. K. (1910): The orders of mammals. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 27, 1–524.
- GROVES, C. P. (1972): Systematics and phylogeny of Gibbons. In: RUMBAUGH, D. M. (ed.): *Gibbon and Siamang*. 1, 1–89. Basel: Karger.
- HEBERER, G. (1952): Fortschritte in der Erforschung der Phylogenie der Hominoidea. *Erg. Anat. u. Entw. geschl.* 34, 499–637.
- HOOIJER, D. A. (1960): Quaternary gibbons from the Malay Archipelago. *Zool. Verh.* 46, 1–41.
- HÜRZELER, J. (1954): Contribution à l'odontologie et à la phylogénèse du genre *Pliopithecus* Gervais. *Ann. Paléont.* 49, 1–63.
- ILLIGER, C. (1811): *Prodromus systematis mammalium*. XVIII + 301. Berlin: Salfeld.
- KÄLIN, J. (1955): Zur Systematik und evolutiven Deutung der höheren Primaten. *Experientia* 11, 1–17.
- KLINGER, H. P.; HAMERTON, J. L.; MUTTON, D.; LANG, E. M. (1963): The chromosomes of the Hominoidea. In: WASHBURN, S. L. (ed.): *Classification and human evolution*. 235–242. Chicago: Aldine Publ. Co.
- KOENIGSWALD, G. H. R. VON (1967): Die Fossilgeschichte der rezenten Anthroponoidea. In: STARCK, D.; SCHNEIDER, R.; KUHN, H.-J.: *Neue Ergebnisse der Primatologie*. 19–24. Stuttgart: G. Fischer.
- (1968): The phylogenetical position of the Hylobatinae. In: CHIARELLI, B. (ed.): *Taxonomy and phylogeny of Old World primates with references to the origin of Man*. 271–276. Torino: Rosenberg and Sellier.
- KOHLBRÜGGE, J. F. H. (1890/92): Versuch einer Anatomie des Genus *Hylobates*. In: WEBER, M.: *Zool. Erg. einer Reise in Niederl. Ostindien* 1, 211–354. 2, 139–208. Leiden: Brill.
- LE GROS CLARK, W. E.; LEAKEY, L. S. B. (1951): The Miocene Hominoidea of East Africa. *Fossil mammals of Africa* 1, 1–117.
- LE GROS CLARK, W. E.; THOMAS, D. P. (1951): Associated jaws and limb bones of *Limnopithecus macinnesi*. *Fossil Mammals of Africa* 3, 1–27.
- LEWIS, O. J. (1965): Evolutionary change in the primate wrist and inferior radioulnar joints. *Anat. Rec.* 151, 275–285.
- (1971): Brachiation and the early evolution of the Hominoidea. *Nature* 230, 577–579.
- LUCKETT, W. P.; SZALAY, F. S. (eds.) (1975): *Phylogeny of the Primates. A multidisciplinary approach*. New York and London: Plenum Press.
- MASALI, M. (1968): The ear bones and the vertebral column as indications of taxonomic and postural distinction among Old World primates. In: CHIARELLI, B. (ed.): *Taxonomy and phylogeny of Old World primates with references to the origin of Man*. 69–94. Torino: Rosenberg and Sellier.
- MORRIS, D. (1965): *The mammals. A guide to the living species*. 1–448. London: Hodder and Stoughton.
- NAPIER, J. R.; DAVIS, P. R. (1959): The fore-limb skeleton and associated remains of *Proconsul africanus*. *Fossil mammals of Africa* 16, VII + 69.
- NAPIER, J. R.; NAPIER, P. H. (1967): *A handbook of living primates*. London-New York: Acad. Press.
- PIVETEAU, J. (1957): *Traité de Paléontologie VII. Primates. Paléontologie humaine*. 1–675. Paris: Masson et Cie.
- POCOCK, R. I. (1925): The external characters of the catarrhine monkeys and apes. *Proc. zool. Soc. London*, Jg. 1925, 1479–1579.
- RADINSKY, L. B. (1975): Primate brain evolution. *American Scientist* 63, 656–663.
- REMANE, A. (1965): Die Geschichte der Menschenaffen. In: HEBERER, G. (Hrsg.): *Menschliche Abstammungslehre*. 249–309. Stuttgart: G. Fischer.
- ROMER, A. S. (1966): *Vertebrate Paleontology*. 3. ed. Chicago: Univ. Press.
- RUMBAUGH, D. M. (ed.) (1972): *Gibbon and Siamang*. 1. Evolution, Ecology, Behavior and Captive maintenance. Basel: Karger.
- (ed.) (1973): *Gibbon and Siamang*. 2. Anatomy, Dentition, Taxonomy, Molecular Evolution, and Behavior. Basel: Karger.

- SCHLOSSER, M. (1911): Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum: Ägypten. Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ung. 24, 51–167.
- (1924): Fossil primates from China. Palaeont. Sinica (C) 1, 1–15.
- SCHULTZ, A. H. (1933): Observations on the growth, classification and evolutionary specialization of Gibbons and Siamangs. Human Biol. 5, 212–428.
- (1944): Age changes and variabilities in gibbons. A morphological study on a population sample of a man-like ape. Amer. J. Phys. Anthrop. n. s. 2, 1–128.
- (1966): Der Mensch als Primat. Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn. 106, 47–88.
- SIMONS, E. L. (1965): New Fossil apes from Egypt and the initial differentiation of Hominoidea. Nature 205, 135–139.
- (1972): Primate evolution. An introduction to man's place in nature. New York-London: Macmillan Publ. Co.
- SIMONS, E. L.; FLEAGLE, J. (1973): The history of extinct Gibbon-like primates. In: RUMBAUGH, D. M. (ed.): Gibbon and Siamang. 2, 121–148. Basel: Karger.
- SIMONS, E. L.; ANDREWS, P.; PILBEAM, D. R. (1978): Cenozoic Apes. In: MAGLIO, V. J.; COOKE, H. B. S. (eds.): Evolution of African mammals. 120–146. Cambridge: Harvard Univ. Press.
- SIMPSON, G. G. (1931): A new classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 59, 259–293.
- (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 85, XVI + 350.
- (1963): The meaning of taxonomic statements. In: WASHBURN, S. L. (ed.): Classification and human evolution. 1–31. Chicago: Aldine Publ. Comp.
- SZALAY, F. S.; DELSON, E. (1979): Evolutionary history of the primates. New York-London: Acad. Press.
- THENIUS, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). Handbuch d. Zool. 8 (2) Berlin: de Gruyter.
- (1972): Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena: VEB G. Fischer.
- (1979): Die Evolution der Säugetiere. Eine Übersicht über Ergebnisse und Probleme. Stuttgart: G. Fischer.
- WASHBURN, S. L. (ed.) (1963): Classification and human evolution. Chicago: Aldine Publ. Co.
- WEBER, M. (1904): Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Jena: G. Fischer.
- (1928): Die Säugetiere. II. 2. Aufl. Jena: G. Fischer.
- ZAPPE, H. (1960/1961): Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (Devinská Nová Ves), Tschechoslowakei. Schweizer. Paläont. Abh. 78, 1–293.
- (1969): Primates. Catalogus Fossil. Austriae. 13 (3), 1–16. Wien: Springer.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. ERICH THENIUS, Institut für Paläontologie der Universität, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien

New karyotypes of Brazilian Akodont rodents with notes on taxonomy

By VILNA MAIA and A. LANGGUTH

Laboratório de Genética, Depto. de Biologia Geral, Universidade Federal de Pernambuco and Depto. de Biologia, Universidade Federal da Paraíba

Receipt of Ms. 1. 10. 1980

Abstract

Reported new G-banded karyotypes of *Akodon arviculoides* and *Bolomys lasiurus* (= *Zygodontomys lasiurus*) from northeastern Brazil with comments on the taxonomy of this last species. Several morphological and cytogenetical evidences indicate that the species *lasiurus* would not belong to the genus *Zygodontomys* but, should be included in the genus *Bolomys*. *Bolomys lasiurus* (= "*Zygodontomys lasiurus*") showed karyotypes of $2n = 34$ and 33 , $FN = 34$ and this variation in diploid number